

转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻对非靶标害虫 稻叶蝉田间种群的影响

卢增斌¹, 韩乃顺¹, 徐 刚¹, 刘玉娥¹, 胡 萃¹, 彭于发², 郭予元², 叶恭银^{1,*}

(1. 浙江大学昆虫科学研究所/水稻生物学国家重点实验室/农业部作物病虫分子生物学重点开放实验室, 杭州 310058;

2. 中国农业科学院植物保护研究所植物病虫生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 转基因作物可能带来的风险之一是对非靶标生物尤其是非靶标植食者产生潜在的影响。本研究采用吸虫器取样法, 通过在浙江长兴 2 地点 3 年的试验评价了新型抗虫/耐除草剂转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻 (G6H1) 及其亲本对照 (秀水 110, XS110) 对稻叶蝉田间种群动态的影响。结果表明: 叶蝉类主要有黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler)、二点叶蝉 *Cicadula fascifrons* (Stål) 和电光叶蝉 *Deltocephalus dorsalis* Motschulsky 组成, 其中黑尾叶蝉是优势种。虽然 3 种叶蝉的种群密度随着地点和年份的不同有所不同, 但是转基因水稻对 3 种叶蝉种群密度的年度变化均没有显著性影响。少数年份, 黑尾叶蝉成虫、若虫及其两者总密度的时间动态在转基因水稻和对照田之间存在差异, 大多数年份, 趋势一致且无显著差异 ($P > 0.05$)。另外, 二点叶蝉和电光叶蝉种群的时间动态在转基因水稻和对照田之间也相似。综合评价认为, 本供试转基因水稻品系 G6H1 对稻田稻叶蝉种群无明显的负面影响。

关键词: 转基因水稻; *cry1Ab/vip3H* 基因; *epsps* 基因; 稻叶蝉; 黑尾叶蝉; 二点叶蝉; 电光叶蝉; 种群动态

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2013)11-1275-11

Impacts of transgenic *cry1Ab/vip3H + epsps japonica* rice on the population dynamics of its non-target herbivores, rice leafhoppers, under field conditions

LU Zeng-Bin¹, HAN Nai-Shun¹, XU Gang¹, LIU Yu-E¹, HU Cui¹, PENG Yu-Fa², GUO Yu-Yuan², YE Gong-Yin^{1,*} (1. State Key Laboratory of Rice Biology & Key Laboratory of Agricultural Entomology of Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: One of the risks posed by transgenic crops is their potential effects on non-target organisms, especially non-target herbivores. In this study, experiments were conducted at two sites in Changxing, Zhejiang, eastern China in three years to assess the effects of transgenic *cry1Ab/vip3H + epsps japonica* rice (G6H1) and its non-transgenic rice (Xiushui 110, XS110) on rice leafhoppers using the vacuum-suction machine method under field conditions. The results showed that rice leafhopper species included *Nephotettix cincticeps* (Uhler), *Cicadula fascifrons* (Stål) and *Deltocephalus dorsalis* Motschulsky, of which *N. cincticeps* was the dominant species. Population densities of these three leafhopper species varied depending on tested years and tested sites. However, the tested transgenic rice line did not significantly influence the population densities of these leafhopper species. Population dynamics of *N. cincticeps* adults and nymphs as well as their total density were similar between transgenic and non-transgenic rice plots in most tested years, although some significant differences were observed in a few tested years. In addition, population dynamics of *C. fascifrons* and *R. dorsalis* were also not significantly affected by transgenic rice. In general, the tested transgenic rice line G6H1 has no markedly negative impact on the population of these three rice leafhopper species in the field.

基金项目: 国家转基因生物培育重大科技专项(2011/2013ZX08011-001)

作者简介: 卢增斌, 男, 1984 年 2 月生, 河南安阳人, 博士研究生, 研究方向为转基因植物环境安全性评价, E-mail: luzengbin12345@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: chu@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2013-08-05; 接受日期 Accepted: 2013-11-05

Key words: Transgenic rice; *cry1Ab/vip3H*; *epsps*; rice leafhopper; *Nephotettix cincticeps*; *Cicadula fascifrons*; *Deltocephalus dorsalis*; population dynamics

水稻 *Oryza sativa* L. 是世界上最主要的粮食作物之一, 全球有一半以上的人口以稻米为主要的食物来源。据统计, 全世界有 122 个国家种植水稻, 栽培面积常年在 1.40 亿 ~ 1.57 亿 hm^2 , 其中 90% 左右集中在亚洲(程式华和李建, 2007), 到 2030 年, 粮食产量必须增加 40% 才能满足全球 50 亿人口的需求(Khush, 2005)。然而水稻上害虫的频繁严重发生是水稻生产的一个重要限制因素, 我国每年因虫害造成的稻谷产量损失通常为 15% ~ 25% (程式华和李建, 2007), 其中水稻螟虫的发生面积在 1 500 万 hm^2 左右, 总经济损失在 115 亿人民币左右(盛承发等, 2003)。当前水稻螟虫的防治主要依靠化学杀虫剂, 不仅耗时、耗力和耗财, 而且还造成害虫产生抗药性、次要害虫演变成主要害虫、农药残留超标和破坏生物多样性等系列问题。为了控制螟虫等鳞翅目害虫的为害, 我国首次将苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis* Berliner (*Bt*) *aizawai* 亚种 7-29 菌株中的 δ -内毒素基因片段整合到水稻品种中花 11 号中(杨虹等, 1989; 谢道昕等, 1991), 浙江大学的 Shu 等(2000)在 1998 年将 *cry1Ab* 基因转入到粳稻品系“秀水 11”, 获得遗传性高度稳定的“克螟稻(KMD)”及其衍生品系, 华中农业大学的 Tu 等(2000)于 2000 年获得表达融合蛋白 Cry1Ab/Cry1Ac 的水稻品系汕优 63 (Shanyou63), 接着中国科学院遗传发育研究所和福建农林大学共同合作获得转 *cry1Ab/sck* 基因的 MSA 和 MSB(李冬虎等, 2004)。国外 Fujimoto 等(1993)报道获得了抗虫转 *cry1Ab* 基因粳稻。此后, 国内外的许多单位相继开展了相关的研究, 目前已经获得不少抗虫转 *Bt* 杀虫蛋白晶体基因的水稻种质或品系(High *et al.*, 2004; Cohen *et al.*, 2008; 方军, 2008; Chen *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2011)。这些水稻品系在室内和田间条件下对螟虫等鳞翅目害虫具有较高或高的抗性(Shu *et al.*, 2000; Tu *et al.*, 2000; Ye *et al.*, 2001a, 2001b, 2003; Chen *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2010), 其中有的已经进入生产性试验阶段(Huang *et al.*, 2005), 乃至转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻品种“华恢 1 号”和“汕优 63”获得了生物安全证书(MAPRC, 2009)。20 世纪末在关注 *Bt* 杀虫晶体蛋白应用的同时, 苏云金芽孢杆菌在营养生长期分泌的一种蛋白即营养期杀虫蛋白

(vegetative insecticidal protein, VIP) 的利用也开始得到了重视(Estruch *et al.*, 1996)。研究发现该蛋白在靶标害虫的中肠上与 Cry1A 系列杀虫晶体蛋白具有不同的结合位点(Lee *et al.*, 2003), 对鳞翅目昆虫小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemberg)、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith)、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner)、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Fabricius) 和玉米夜蛾 *Helicoverpa zea* (Boddie) 具有较高的杀虫活性(Estruch *et al.*, 1996), 且与现在广泛使用的 Cry1A 杀虫晶体蛋白没有交互抗性(Lee *et al.*, 2006; Jackson *et al.*, 2007)。正因如此, 目前已经培育出表达 VIP 或 Cry1 蛋白的抗虫转基因玉米、棉花和水稻(Dively, 2005; Whitehouse *et al.*, 2007; 方军, 2008)。抗虫/耐除草剂转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻在田间和室内条件下, 对二化螟 *Chilo suppressalis* (Walker) 和大螟 *Sesamia inferens* (Walker) 均表现有高抗性, 应用前景广阔(方军, 2008; Chen *et al.*, 2010)。

众所周知, 转基因作物的广泛种植在控制靶标害虫为害的同时, 也带来巨大的经济效益, 如 2012 年 *Bt* 棉花的种植使中国和印度的农民每公顷能增加 250 美元的收入(James, 2012), 这些转基因作物同样可以减少农药的使用量, 保护生态环境, 而且可以保护自然天敌(Shelton *et al.*, 2002; Huang *et al.*, 2005; Naranjo, 2005; Wu *et al.*, 2008; Hutchison *et al.*, 2010; Lu *et al.*, 2012)。*Bt* 水稻如果种植之后, 可以减少 80% 的杀虫剂使用量, 水稻的产量可以增加 6% ~ 9%, 而且可以减少或者减轻农药对农民健康的不利影响(Huang *et al.*, 2005)。但是, *Bt* 水稻的环境安全性还是倍受关注及存在争议的。迄今, 研究表明 *Bt* 水稻对非靶标植食者的影响因材料不同而有所不同(Bernal *et al.*, 2002; 陈茂等, 2003; 傅强等, 2003; Chen *et al.*, 2004; 周霞等, 2005; 谭红等, 2006; Akhtar *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2012; Akhtar *et al.*, 2013)。然而, 这些评价结果主要限于表达 Cry1A 蛋白的水稻, 而表达 VIP 蛋白的水稻的环境安全性问题除陈洋等(2011)评价认为转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻对非靶标植食性害虫-褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 的生物学参数和种群密度没有影响外, 尚乏任何研究。此外, 有关耐除草剂

转基因水稻的评价多限于花粉漂移引发的环境安全性评价研究 (Lu and Yang, 2009), 几乎没有关于对非靶标生物影响的评价。根据转基因作物评价中的个案分析原则 (case by case), 有关抗虫转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻的环境安全性有待开展系列评价研究。为此, 2010–2012 年我们通过田间试验评价了抗虫/耐除草剂转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻在田间条件下对非靶标害虫稻叶蝉种群影响, 以期综合科学评价该转基因水稻品系的环境安全性积累基础数据。

1 材料和方法

1.1 供试水稻品系

供试水稻品系系转基因粳稻品系 G6H1 及其亲本对照品种秀水 110 (XS110)。G6H1 是采用农杆菌介导法获得的转基因水稻, 含有 *cry1Ab/vip3H* 基因和玉米 ubiquitin 启动子基因, 并且含有一个高抗草甘膦的 5-烯醇丙酮酰莽草酸-3-磷酸合酶 (5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase, EPSPS) 基因 (方军, 2008)。在室内和田间条件下对二化螟和大螟具有很高的抗性 (Chen *et al.*, 2010)。

1.2 试验设计和调查方法

2010 年 6 月–2012 年 11 月在浙江省选取 2 个地点 (长兴 I 和长兴 II), 根据农业转基因生物管理的有关要求建立相应的试验点, 每个地点的试验田按照每个品系 3 次重复进行种植, 各小区面积约为 20 m × 35 m, 随机区组设计。小区之间均以一条宽约 50 cm 的田埂隔开, 整个试验田的周围均种植 5 行非转基因水稻作保护行。稻苗单本手工移栽 (≈ 16.5 cm × 16.5 cm)。肥水管理按照当地的种植要求, 但是水稻全生育期不施用任何化学农药。

参照 Carino 等 (1979) 的描述, 对真空吸虫器 (Model 1612, John W. Hock Company, Gainesville, Florida, USA) 进行改装以便于在水稻田中进行操作。吸虫器取样框高 0.9 m, 取样面积为 0.25 m² (0.5 m × 0.5 m), 约罩住 9 株水稻。取样从水稻移栽后 1 个月开始, 直到水稻成熟, 取样时间间隔为 7~15 d 左右。每个取样日期, 对每个小区进行对角线 5 点随机取样。取样时, 一人背负吸虫器, 另一人负责集虫网 (市售尼龙袜) 和安置取样框, 水稻的整个生育期取样 5~7 次。田间所取样立即用 100% 的酒精进行保存, 带回室内后, 除去水稻植株残体和其他杂物, 挑出的叶蝉用 100% 的无水酒

精保存, 然后在体视显微镜下进行鉴定和计数, 叶蝉的分类和鉴定主要参考程家安和何俊华 (1996)。

1.3 数据分析

采用 SAS 9.1 软件中的 Proc Mixed 模型 (Littell *et al.*, 2006) 来分析转基因水稻对每种叶蝉种群密度的年度间变化和丰盛度的影响, 其中水稻类型作为固定效应, 年份和地点设置为随机效应。而为了比较每种叶蝉种群密度年内变化的规律, 则采用重复测量的 Proc Mixed 模型, 其中水稻类型为固定效应, 取样时间为重复测量变量。如果存在差异, 进一步采用 Student's *t* 检验进行两两比较 (Littell *et al.*, 2006)。所有计数数据进行 $\ln(x+1)$ 转换或百分数进行反正弦平方根转换后再进行方差分析, 但列于图或表中均系没有转化的平均数及其标准误。所有数据的分析都在 SAS 9.1 上完成 (SAS Institute, 2001), 同时设定显著性水平 $P=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 转基因水稻对稻叶蝉种类组成及各种类丰盛度的影响

调查结果表明, 无论转基因还是非转基因稻田, 叶蝉种类主要有黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* (Uhler)、二点叶蝉 *Cicadula fascifrons* (Stål) 和电光叶蝉 *Deltocephalus dorsalis* Motschulsky 组成, 其中黑尾叶蝉是主要的, 系优势种, 占叶蝉类群的 27.62%~90.09% (表 1)。需指出的是, 2010 年在长兴 II 试验点中其他叶蝉的平均比例占叶蝉类群的 20% 左右, 但其余年份和地点小于或等于 3.28%。尽管 2011 年长兴 II 试验点中转基因水稻田中二点叶蝉丰盛度显著低于对照, 但总体而言转基因水稻对稻田中各种叶蝉的丰盛度基本上无显著的影响 (表 1, 黑尾叶蝉: $F=0.06$, $df=1, 52$, $P=0.804$; 二点叶蝉: $F=0.01$, $df=1, 52$, $P=0.910$; 电光叶蝉: $F=0.51$, $df=1, 52$, $P=0.479$; 其他叶蝉: $F=1.57$, $df=1, 52$, $P=0.217$)。

2.2 转基因水稻对 3 种主要稻叶蝉在整个水稻生育期平均密度的影响

3 种主要稻叶蝉整个水稻生育期的平均密度在转基因与非转基因对照稻田间的差异随着试验年份和地点而有所不同 (表 2)。如, 转基因稻田中黑尾叶蝉种群密度在 2011 年的长兴 I 试验点和 2012 年长兴 II 试验点中显著高于对照, 2011 年的长兴 II 试验点中则显著低于对照, 但其他年份和地点则与对

表 1 转基因 (G6H1) 与非转基因 (XS110) 稻田间稻叶蝉丰度的比较

Table 1 Comparison in abundance of rice leafhoppers between transgenic (G6H1) and non-transgenic rice (XS110) plots

地点 Location	年份 Year	水稻类型 Rice types	丰度 Abundance (%)			
			黑尾叶蝉	二点叶蝉	电光叶蝉	其他叶蝉
			<i>Nephotettix cincticeps</i>	<i>Cicadula fascifrons</i>	<i>Deltocephalus dorsalis</i>	Other leafhoppers
长兴 I Changxing I	2010	G6H1	72.92 ± 4.56	9.86 ± 2.72	13.94 ± 2.80	3.28 ± 1.52
		XS110	79.68 ± 2.00	3.92 ± 1.56	16.14 ± 2.91	0.26 ± 0.26
	2011	G6H1	89.25 ± 1.45	6.40 ± 1.02	2.00 ± 0.51	2.35 ± 0.38
		XS110	85.68 ± 0.99	9.15 ± 1.02	2.16 ± 0.34	3.01 ± 0.54
长兴 II Changxing II	2010	G6H1	27.62 ± 4.46	20.92 ± 11.46	30.58 ± 7.87	20.89 ± 0.93
		XS110	38.07 ± 6.10	14.50 ± 5.76	27.02 ± 4.54	20.41 ± 6.24
	2011	G6H1	90.09 ± 1.68	2.86 ± 1.31 *	5.75 ± 1.14	1.30 ± 0.43
		XS110	86.36 ± 1.90	6.28 ± 0.67	4.65 ± 0.68	2.72 ± 1.29
	2012	G6H1	70.13 ± 3.97	6.25 ± 1.14	22.53 ± 3.71	1.09 ± 0.39
		XS110	63.71 ± 4.00	7.00 ± 1.28	28.29 ± 3.98	1.00 ± 0.67

表中的数据为平均数 ± 标准误 (n = 3); 同一地点同一年的数据中标有星号者表示转基因水稻上的叶蝉与对照间存在显著差异 (Student's t 检验, P ≤ 0.05); 表 2 同。Data are expressed as mean ± SE (n = 3). Values within a column in the same year and location followed by the asterisk are significantly different between transgenic and non-transgenic rice plots based on Student's t test (P ≤ 0.05). The same for Table 2.

表 2 转基因 (G6H1) 与非转基因 (XS110) 稻田间 3 种主要叶蝉在整个水稻生育期的平均密度的比较

Table 2 Comparison in population densities of three main leafhopper species during the whole rice growth stage between transgenic (G6H1) and non-transgenic rice (XS110) plots

地点 Location	年份 Year	水稻类型 Rice types	平均密度 (头/0.25 m ²)		
			Population density (number of individuals per 0.25 m ²)		
			黑尾叶蝉	二点叶蝉	电光叶蝉
长兴 I Changxing I	2010	G6H1	12.73 ± 1.27	1.67 ± 0.37	2.40 ± 0.42
		XS110	19.13 ± 0.37	0.93 ± 0.37	3.93 ± 0.82
	2011	G6H1	54.69 ± 3.25 *	3.91 ± 0.71	1.17 ± 0.24
		XS110	32.09 ± 2.35	3.46 ± 0.45	0.83 ± 0.19
长兴 II Changxing II	2010	G6H1	2.42 ± 0.69	1.76 ± 0.85	2.67 ± 0.82
		XS110	3.09 ± 1.26	0.93 ± 0.40	1.82 ± 0.24
	2011	G6H1	11.62 ± 0.83 *	0.33 ± 0.15 *	0.82 ± 0.24
		XS110	16.13 ± 0.84	1.17 ± 0.13	0.85 ± 0.12
	2012	G6H1	6.52 ± 0.64 *	0.57 ± 0.11	1.93 ± 0.24
		XS110	3.27 ± 0.36	0.38 ± 0.09	1.38 ± 0.17

对照间无显著差异; 转基因稻田中二点叶蝉种群密度除 2011 年的长兴 II 试验点中显著低于对照外, 其他年份和地点与对照间则无显著差异; 电光叶蝉种群密度在转基因稻田与对照间均无显著差异。总体而言, 转基因水稻对 3 种叶蝉种群密度的年度间变化没有显著的影响 (黑尾叶蝉: $F = 2.25$, $df = 1, 52$, $P = 0.139$; 二点叶蝉: $F = 1.23$, $df = 1, 52$,

$P = 0.272$; 电光叶蝉: $F = 0.13$, $df = 1, 52$, $P = 0.724$)。

2.3 转基因水稻对 3 种主要稻叶蝉种群密度时间动态的影响

2.3.1 黑尾叶蝉: 黑尾叶蝉种群密度时间动态及相应的统计结果见图 1、图 2 和表 3。不论转基因还是非转基因对照稻田中黑尾叶蝉种群密度时间动

态的态势是相似的,但是转基因水稻对黑尾叶蝉种群中若虫和成虫密度及两者总密度时间动态的影响则因年份和地点而有所不同,其中2010年在2个试验点均未呈现显著的影响,而2011年在2个试

验点则均有显著的影响,2012年在试验点长兴Ⅱ除成虫密度外对若虫密度和总密度的时间动态也均有显著的影响(表3)。

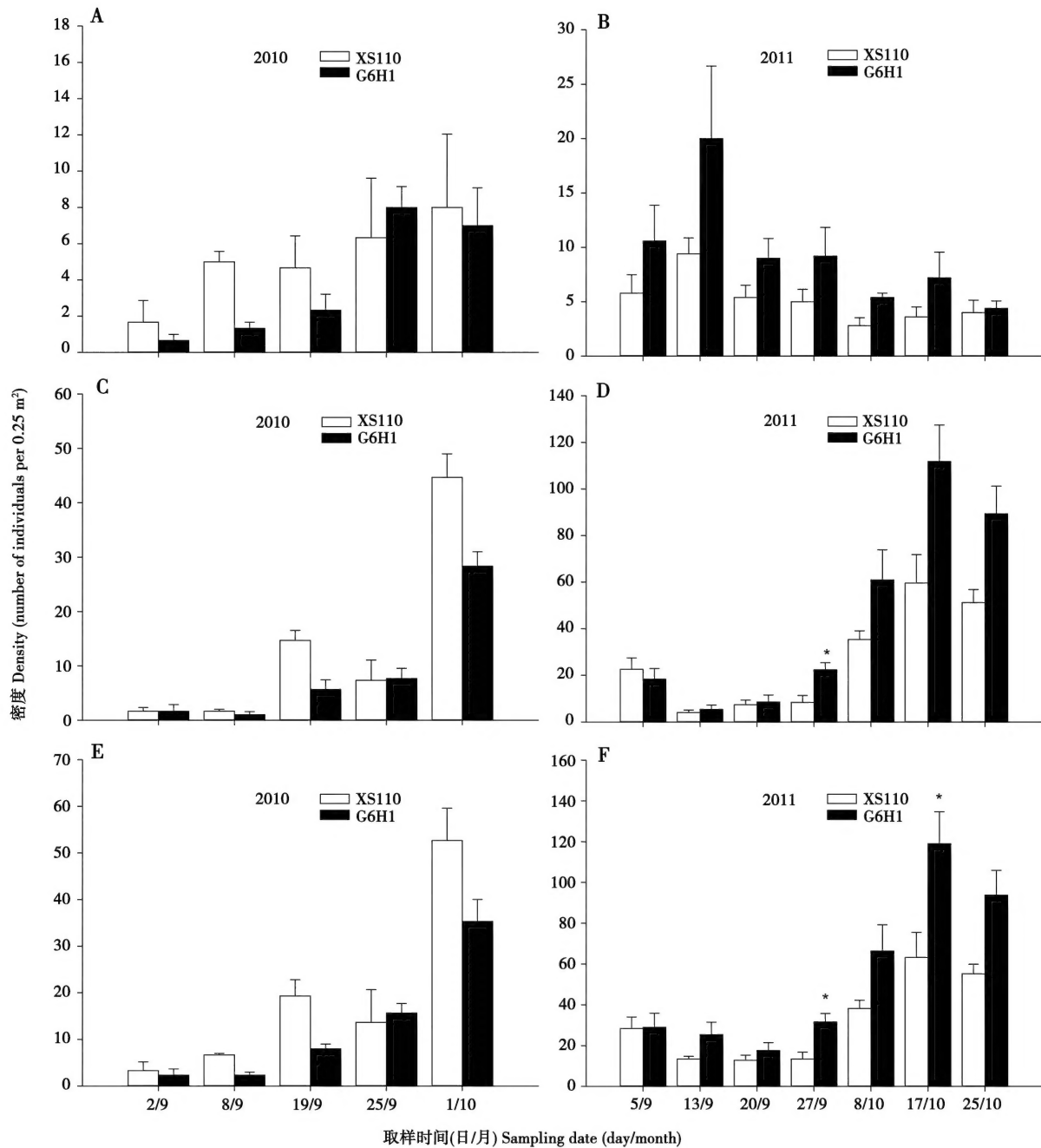


图1 长兴Ⅰ试验点2010-2011年转基因水稻(G6H1)及其对照(XS110)田间黑尾叶蝉成虫(A, B)、若虫(C, D)密度和两者总密度(E, F)的时间动态

Fig. 1 Temporal dynamics of density of *Nephrotettix cincticeps* adults (A, B) and nymphs (C, D), as well as their total density (E, F) between transgenic (G6H1) and non-transgenic rice (XS110) plots at Changxing I in 2010 and 2011

图中数据为平均数 ± 标准误; 柱上星号表示在同一次取样时间转基因水稻和非转基因对照田之间叶蝉密度存在显著差异 (Student's *t* 检验) ($P < 0.05$)。图2~4同。Data are expressed as mean ± SE ($n = 3$, number of individuals per 0.25 m²). The asterisk above bars indicates significant difference in the density of leafhoppers between transgenic and non-transgenic rice plots at the same sampling time based on Student's *t*-test ($P < 0.05$). The same for the Figs. 2-4.

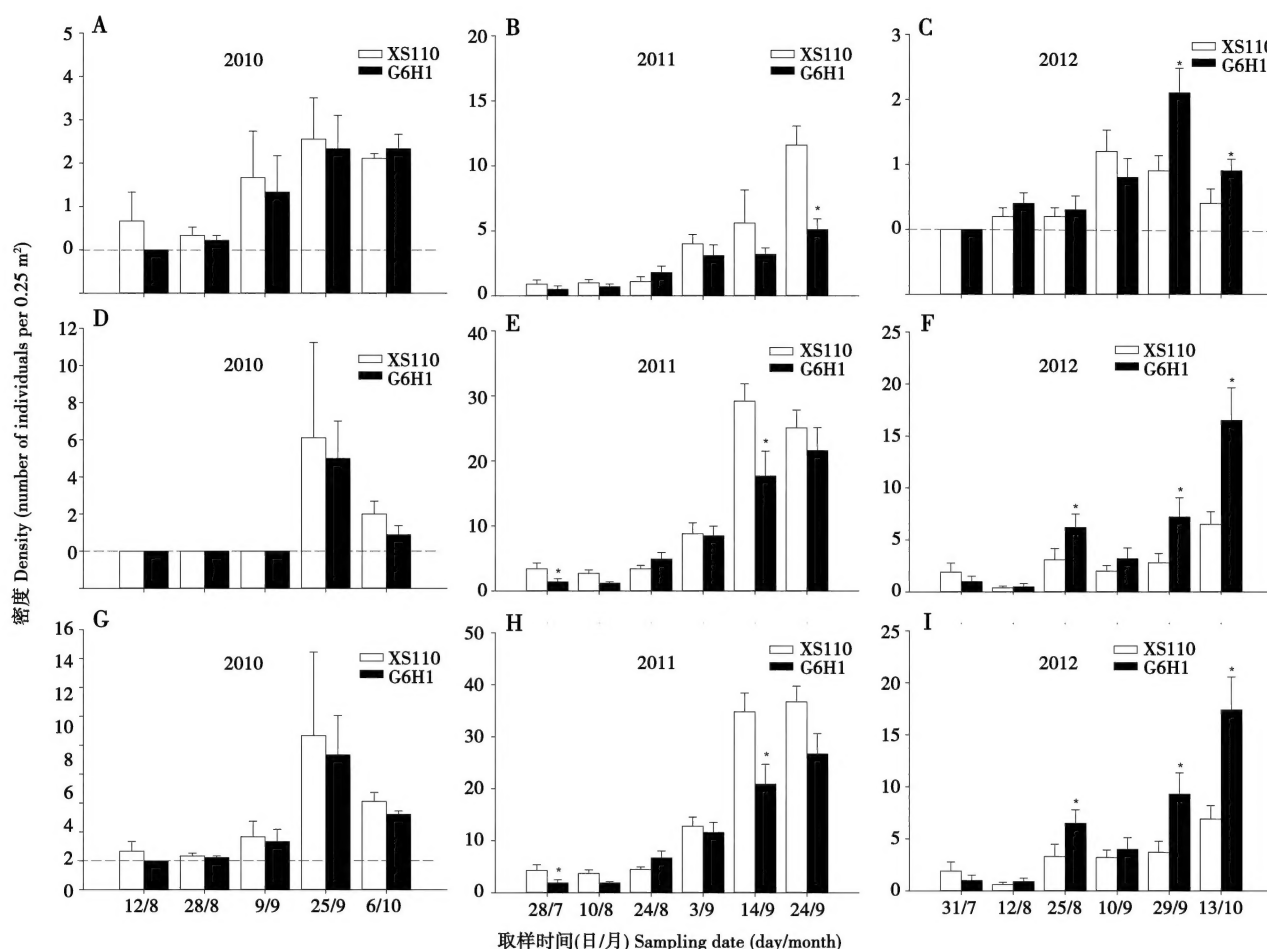


图2 长兴Ⅱ试验点2010–2012年转基因水稻(G6H1)及对照(XS110)田间黑尾叶蝉成虫(A, B, C)、若虫(D, E, F)密度和两者总密度(G, H, I)的时间动态

Fig. 2 Temporal dynamics of density of *Nephrotettix cincticeps* adults (A, B, C), nymphs (D, E, F), as well as their total density (G, H, I) between transgenic (G6H1) and non-transgenic rice (XS110) plots at Changxing II during 2010–2012

在长兴Ⅰ试验点:2010年不论是若虫、成虫,还是两者总密度在转基因和对照稻田间在任何取样时间点均无显著差异;2011年两者间的有关种群密度在大多取样时间点也均无显著差异,但在9月27日时转基因稻田的若虫密度和总密度则显著高于对照,同样10月17日时总密度也显著高于对照(图1)。在长兴Ⅱ试验点:2010年转基因与对照间各取样时间点的若虫、成虫密度和两者总密度均无显著差异;2011年7月28日和9月14日的若虫密度和总密度,及9月24日的成虫密度均以转基因的显著为低,但其他取样时间点各虫态的密度在转基因与对照间则无显著差异;2012年,除7月13日、8月12日和9月10日外,其他取样时间点的密度尤其是若虫密度和总密度均以转基因稻田显著为高(图2)。

2.3.2 二点叶蝉:二点叶蝉种群密度的时间动态

见图3。二点叶蝉的种群密度的时间动态在转基因与对照稻田间除2011年长兴Ⅱ试验点($F = 19.24$, $df = 1, 108$, $P < 0.0001$)外,均无显著差异(长兴Ⅰ试验点:2010, $F = 3.66$, $df = 1, 20$, $P = 0.070$; 2011, $F = 0.39$, $df = 1, 56$, $P = 0.535$; 长兴Ⅱ试验点:2010, $F = 0.73$, $df = 1, 20$, $P = 0.405$; 2012, $F = 2.17$, $df = 1, 108$, $P = 0.144$)。长兴Ⅰ试验点:2010年二点叶蝉总密度在9月19日以转基因稻田显著高于对照。长兴Ⅱ试验点:2011年9月14日和9月24日二点叶蝉总密度则以对照田显著为高,2012年10月13日则以转基因田显著为高。

2.3.3 电光叶蝉:电光叶蝉种群密度的时间动态见图4。各年份和试验点的电光叶蝉种群密度时间动态在转基因与对照稻田间均无显著差异(长兴Ⅰ试验点:2010, $F = 0.59$, $df = 1, 20$, $P = 0.453$; 2011, $F = 2.29$, $df = 1, 56$, $P = 0.136$, 长兴Ⅱ试验

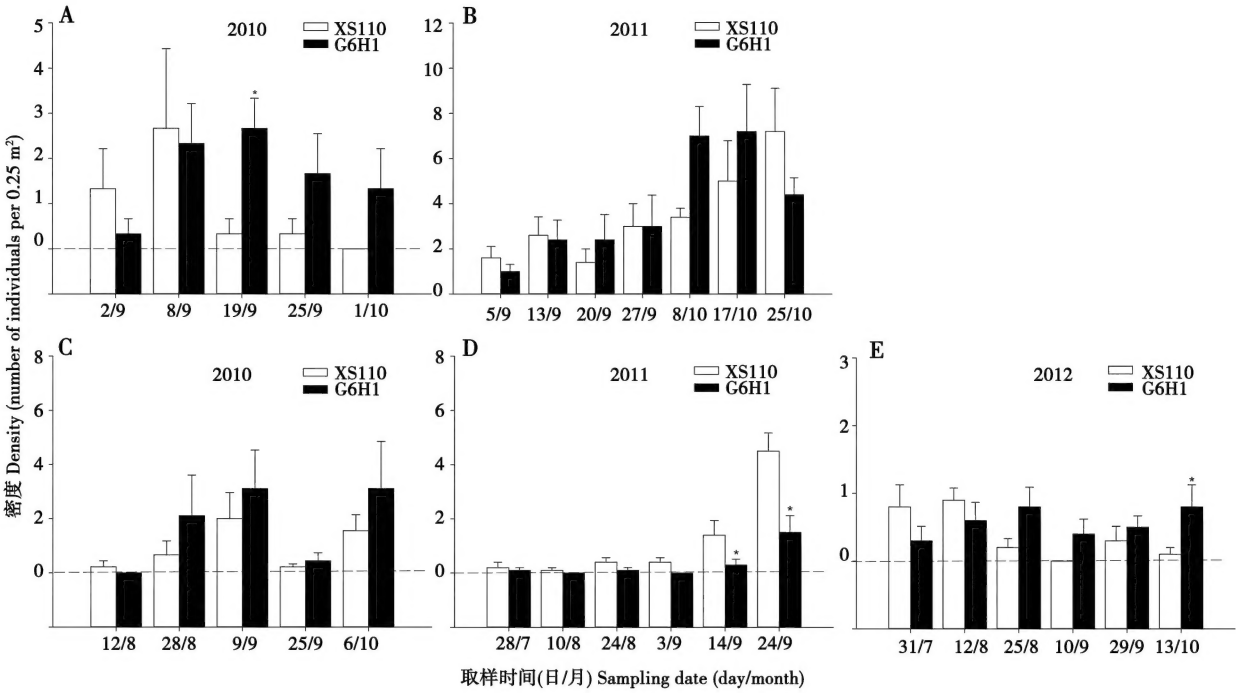


图3 长兴 I (A, B) 和长兴 II (C, D, E) 试验点 2010–2012 年转基因水稻 (G6H1) 及对照 (XS110) 田间二点叶蝉总密度的时间动态

Fig. 3 Temporal dynamics of total density of *Cicadula fascifrons* between transgenic (G6H1) and non-transgenic rice (XS110) plots at Changxing I (A, B) and Changxing II (C, D, E) during 2010–2012

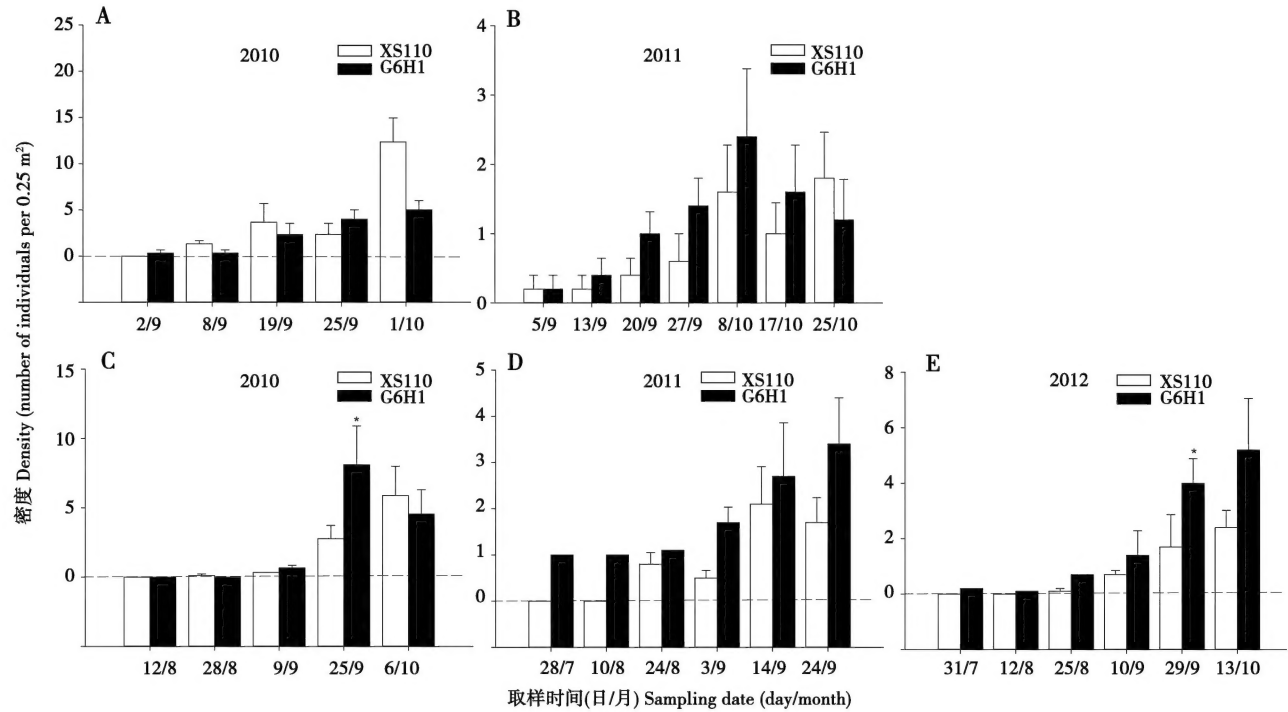


图4 长兴 I (A, B) 和长兴 II (C, D, E) 试验点 2010–2012 年转基因水稻 (G6H1) 及对照 (XS110) 田间电光叶蝉总密度的时间动态

Fig. 4 Temporal dynamics of total density of *Deltocephalus dorsalis* between transgenic (G6H1) and non-transgenic rice (XS110) plots at Changxing I (A, B) and Changxing II (C, D, E) during 2010–2012

表 3 水稻类型对黑尾叶蝉种群密度年内变化影响的重复测量混合效应模型分析
Table 3 Repeated-measure analysis of variance (ANVOA) on changes in the population densities of *Nephotettix cincticeps* in the same tested year influenced by rice types using Proc Mixed

虫态 Developmental stages	地点 Location	水稻类型的影响 Rice type effect								
		2010			2011			2012		
		<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
成虫 Adult	长兴 I Changxing I	0.96	1,20	0.340	12.89	1,56	0.001	—	—	—
	长兴 II Changxing II	0.34	1,20	0.566	4.73	1,108	0.032	3.80	1,108	0.054
若虫 Nymph	长兴 I Changxing I	1.61	1,20	0.219	8.50	1,56	0.005	—	—	—
	长兴 II Changxing II	0.06	1,20	0.801	7.60	1,108	0.007	8.60	1,108	0.004
成虫 + 若虫	长兴 I Changxing I	1.58	1,20	0.223	21.25	1,56	<0.001	—	—	—
Adult + nymph	长兴 II Changxing II	0.28	1,20	0.602	9.40	1,108	0.003	9.66	1,108	0.002

当 $P < 0.05$ 时则表明水稻类型对黑尾叶蝉成虫、若虫密度及两者总密度有显著影响。The effect of rice types on the population density of *N. cincticeps* adults and nymphs as well as their total density was significant as $P < 0.05$.

点; 2010, $F = 1.08$, $df = 1, 20$, $P = 0.312$; 2011, $F = 0.43$, $df = 1, 108$, $P = 0.515$; 2012, $F = 3.14$, $df = 1, 108$, $P = 0.079$)。在长兴 II 试验点: 2010 年的 9 月 25 日和 2012 年的 9 月 29 日电光叶蝉的总密度以转基因稻田显著为高。

3 讨论

综合前人的研究结果表明, *Bt* 水稻对刺吸式植食性害虫的影响因转基因水稻的品系和所评价的昆虫种类而异(Bernal *et al.*, 2002; 陈茂等, 2003; 傅强等, 2003; Chen *et al.*, 2004; 周霞等, 2005; 谭红等, 2006; Akhtar *et al.*, 2010, 2013; Wang *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2012)。如研究发现与各自的非转基因亲本对照 IR72 和秀水 11 相比, 褐飞虱不喜欢在转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因的籼稻(TT9-3 和 TT9-4)(陈茂等, 2003)和转 *cry1Ab* 基因的粳稻(KMD1 和 KMD2)(Chen *et al.*, 2004)上产卵, 且 24 h 内的产卵量明显下降; 此后, Chen 等(2012)通过室内 4 个世代连续观察研究, 又证明 KMD2 对褐飞虱的产卵量有显著的抑制作用, 且这种抑制作用随世代的增加而加剧, 田间调查结果也显示褐飞虱若虫的密度在 KMD2 田块显著低于其对照秀水 11。此种现象在对稻蓟马的研究中也得到验证(Akhtar *et al.*, 2010, 2013)。但是, Bernal 等(2002)却发现虽然褐飞虱的蜜露中可以检测到 *Bt* 杀虫蛋白, 但其若虫存活率、雌雄若虫期及雌雄成虫干重在 *Bt* 水稻和对照间无显著差异; 同样傅强等(2003)的研究也说明转 *cry1Ab/CpTI* 基因的 MSA 和 MSB 对褐飞虱

和白背飞虱的若虫发育历期、初羽化成虫鲜重、羽化率、短翅率、成虫产卵量等指标没有显著影响; 田间的调查结果也说明 *Bt* 水稻对非靶标害虫飞虱和叶蝉的种群密度及时间动态没有明显的不利影响(傅强等, 2003; Chen *et al.*, 2006)。除上述两种现象之外, *Bt* 水稻对非靶标害虫的发生也具有促进作用, 取食转 *cry1Ab* 基因 KMD1 的黑尾叶蝉的雌成虫寿命、产卵量、产卵期显著的高于或者长于对照亲本秀水 11, 而且 KMD2 田块中黑尾叶蝉的种群数量比对照高 0.5 ~ 1.0 倍(周霞等, 2005), Wang 等(2010)研究也发现在水稻生长后期, *Bt* 水稻上褐飞虱的种群数量显著高于对照。

考虑到 *Bt* 杀虫蛋白对非靶标刺吸式口器的害虫没有直接的毒性, 因此 *Bt* 作物对非靶标害虫所产生的不同间接效应, 可能与下面两个方面的原因相关。首先, *Bt* 作物的种植导致靶标害虫种群密度的降低, 非靶标害虫种间竞争压力也随着减轻, 特别是广谱性农药使用量的减少, 非靶标害虫种群可能爆发, 如 Lu 等(2010)发现随着 *Bt* 棉花在我国种植面积和比例的扩大, 防治棉铃虫的广谱性农药也随之降低, 那么化学农药本来可以兼治的非靶标害虫盲蝽蟥的种群迅速暴发。其次, *Bt* 基因插入到作物的基因组中, 由于是随机插入, 可能导致产生一些非预期的变化, 这些变化可能影响作物产量、品质和其他性状的变异以及物理结构与化学成分组成的变化, 如叶恭银等(1998)报道发现转 *cry1Ab* 或 *cry1Ac* 基因水稻, 同对照相比, 植株高度、穗长、单株粒重和结实率等都明显减低, 而单株有效分蘖数增多、生育期延长、落粒性增强; Faria 等(2007)发

现 *Bt* 玉米对玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) 种群密度有强烈的促进作用, 可能与 *Bt* 玉米体内氨基酸的含量比对照高有关; 最近, Liu 等 (2012) 采用基于 GS-MS 技术分析转 *cry1Ab* 基因水稻 (KMD) 及其对照品种 (秀水 11) 之间氨基酸代谢水平的变化, 发现两个水稻品种之间的氨基酸代谢存在显著差异。因此, 非靶标害虫在不同转基因作物与对照之间的表现不同可能是由于 *Bt* 基因的插入导致水稻体内的氨基酸水平发生变化, *Bt* 水稻植株体内的变化反过来会影响到以之为食物的非靶标植食性害虫的表现, 具体的原因还需要做深入的探讨。

有关转基因作物对非靶标植食性害虫影响评价的关键点是评价其是否有引发重要非靶标植食性害虫发生更严重的潜在风险。本研究结果表明, 虽然转 *cry1Ab/vip3H + epsps* 基因粳稻与其非转基因亲本对照稻田黑尾叶蝉、二点叶蝉和电光叶蝉的种群密度在年度之间存在波动, 各叶蝉种群的时间动态在转基因和对照间在有些取样时间存在有显著差异, 但总体而言, 总的趋势是基本一致的。本研究表明, 转基因水稻田中稻叶蝉优势种黑尾叶蝉的种群若虫和成虫的平均总密度随年份和地点存在波动: 长兴 I 试验点, 2010 年为 0.3 ~ 3.9 头/丛, 2011 年为 3.2 ~ 13.2 头/丛 (10 月 17 日为 13.2 头/丛, 此时水稻处于黄熟期); 长兴 II 试验点, 2010 年为 0 ~ 0.8 头/丛, 2011 年为 0.2 ~ 3.0 头/丛, 2012 年为 0.1 ~ 2.0 头/丛。相应的对照田中黑尾叶蝉的种群若虫和成虫的平均总密度也随年份和地点而变化: 长兴 I 试验点, 2010 年为 0.4 ~ 5.9 头/丛, 2011 年为 3.2 ~ 7.0 头/丛 (10 月 17 日为 7 头/丛, 此时水稻处于黄熟期); 长兴 II 试验点, 2010 年为 0.1 ~ 1.0 头/丛, 2011 年为 0.4 ~ 4.1 头/丛, 2012 年为 0.1 ~ 0.8 头/丛。根据黑尾叶蝉在晚稻上的防治指标 (程家安和何俊华, 1996; 中国科学院植物保护研究所, 1995): 在水稻非普通矮缩病毒 (RDV) 病发生区, 本田返青至分蘖期, 每丛虫量为 3 头, 孕穗期至黄熟期为 10 ~ 30 头; 在水稻普通矮缩病毒 (RDV) 病发生区本田每丛 5 头。将转基因与对照稻田黑尾叶蝉种群平均总密度与其防治指标尤其是非病毒发生区的指标相比, 均处于防治指标之下, 可见本研究的转基因水稻品系不会引发黑尾叶蝉发生更加严重, 也不会导致防治次数增加。

最后需要指出的是, 试验的结果也会受到试验持续的时间、试验面积和调查方法的影响, 因此,

有关该转基因材料对稻叶蝉的环境安全性还有必要开展长期的、大规模的、不同生态环境条件下的多元评价, 以得到更加科学客观的评价结论; 其次迄今有关耐除草剂转基因水稻对非靶标节肢动物安全性评价开展比较少 (Lu and Yang, 2009), 这方面今后最好选用仅含有单一耐除草剂基因的水稻品系进行系统评价。

参考文献 (References)

- Akhtar ZR, Tian JC, Chen Y, Fang Q, Hu C, Chen M, Peng YF, Ye GY, 2010. Impacts of six *Bt* rice lines on nontarget rice feeding thrips under laboratory and field conditions. *Environ. Entomol.*, 39 (2): 715 - 726.
- Akhtar ZR, Tian JC, Chen Y, Fang Q, Hu C, Chen M, Peng YF, Ye GY, 2013. Impact of six transgenic *Bacillus thuringiensis* rice lines on four nontarget thrips species attacking rice panicles in the paddy field. *Environ. Entomol.*, 42 (1): 173 - 180.
- Bernal CC, Aguda RM, Cohen MB, 2002. Effect of rice lines transformed with *Bacillus thuringiensis* toxin genes on the brown planthopper and its predator *Cyrtorhinus lividipennis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 102 (1): 21 - 28.
- Carino FO, Kenmore PE, Dyck VA, 1979. The FARMCOP suction sampler for hoppers and predators in flooded rice fields. *Int. Rice Res. News*, 4 (5): 21 - 22.
- Chen H, Zhang GA, Zhang QF, Lin YJ, 2008. Effect of transgenic *Bacillus thuringiensis* rice lines on mortality and feeding behavior of rice stem borers (Lepidoptera: Crambidae). *J. Econ. Entomol.*, 101 (1): 182 - 189.
- Chen M, Ye GY, Hu C, Datta SK, 2003. Effects of transgenic *Bt indica* rice on the feeding and oviposition behavior of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Acta Phytophyl. Sin.*, 30 (4): 366 - 370. [陈茂, 叶恭银, 胡萃, Datta SK, 2003. *Bt* 籼稻对褐飞虱取食、产卵行为的影响. 植物保护学报, 30 (4): 365 - 370]
- Chen M, Ye GY, Yao HW, Hu C, Shu QY, 2004. Evaluation of the impact of insect-resistant transgenic rice on the feeding and oviposition behavior of its non-target insect, the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Sci. Agric. Sin.*, 37 (2): 222 - 226.
- Chen M, Shelton A, Ye GY, 2011. Insect-resistant genetically modified rice in China: from research to commercialization. *Ann. Rev. Entomol.*, 56: 81 - 101.
- Chen Y, Tian JC, Shen ZC, Peng YF, Hu C, Guo YY, Ye GY, 2010. Transgenic rice plants expressing a fused protein of *Cry1Ab/Vip3H* has resistance to rice stem borers under laboratory and field conditions. *J. Econ. Entomol.*, 103 (4): 1444 - 1453.
- Chen Y, Tian JC, Peng YF, Guo YY, Ye GY, 2011. Multi-generation effects of transgenic *cry1Ab/vip3H* rice G6H1 on development and reproduction of the non-target pest, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Chinese Journal of Biological Control*, 27 (4): 490 - 497. [陈洋,

- 田俊策, 彭于发, 郭予元, 叶恭银, 2011. 转 *cry1Ab/vip3H* 基因水稻对非靶标害虫褐飞虱连续多代生长发育与繁殖的影响. *中国生物防治学报*, 27(4): 490–497]
- Chen Y, Tian JC, Wang W, Fang Q, Akhtar ZR, Peng YF, Hu C, Guo YY, Song QS, Ye GY, 2012. *Bt* rice expressing *Cry1Ab* does not stimulate an outbreak of its non-target herbivore, *Nilaparvata lugens*. *Transgenic Res.*, 21(2): 279–291.
- Cheng JA, He JH, 1996. Rice Insect Pests. China Agriculture Press, Beijing. [程家安, 何俊华, 1996. 水稻害虫. 北京: 中国农业出版社]
- Cheng SH, Li J, 2007. Modern Rice in China. Jindun Publishing House, Beijing. [程式华, 李建, 2007. 现代中国水稻. 北京: 金盾出版社]
- Cohen MB, Chen M, Bentur JS, Heong KL, Ye GY, 2008. *Bt* rice in Asia: potential benefits, impact, and sustainability. In: Romeis J, Shelton AM, Kennedy EJ eds. Integration of Insect-resistant Genetically Modified Crops within IPM Programs. Springer, Dordrecht, the Netherlands. 223–284.
- Dively GP, 2005. Impact of transgenic VIP3A × *Cry1Ab* lepidopteran-resistant field corn on the nontarget arthropod community. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1267–1291.
- Estruch JJ, Warren GW, Mullins MA, Nye GJ, Craig JA, Koziel MG, 1996. Vip3A, a novel *Bacillus thuringiensis* vegetative insecticidal protein with a wide spectrum of activities against lepidopteran insects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93(11): 5389–5394.
- Fang J, 2008. Vegetative Insecticidal Protein Genes of *Bacillus thuringiensis* and Expression in Transgenic Rice. Ph. D Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [方军, 2008. 苏云金杆菌营养期杀虫蛋白 vip3 基因及其在转基因水稻中的应用. 杭州: 浙江大学博士学位论文]
- Faria CA, Wäckers FL, Pritchard J, Barrett DA, Turlings TCJ, 2007. High susceptibility of *Bt* maize to aphids enhances the performance of parasitoids of lepidopteran pests. *PLoS ONE*, 2: e600
- Fu Q, Wang F, Li DH, Yao Q, Lai FX, Zhang ZT, 2003. Effects of insect-resistant transgenic rice lines MSA and MSB on non-target pests *Nilaparvata lugens* and *Sogatella fucifera*. *Acta Entomol. Sin.*, 46(6): 697–704. [傅强, 王锋, 李冬虎, 姚青, 赖凤香, 张志涛, 2003. 转基因抗虫水稻 MSA 和 MSB 对非靶标害虫褐飞虱和白背飞虱的影响. 昆虫学报, 46(6): 697–704]
- Fujimoto H, Itoh K, Yamamoto M, Kozuka J, Shimamoto K, 1993. Insect-resistant rice generated by introduction of a modified delta-endotoxin gene of *Bacillus thuringiensis*. *Biotechnology*, 11(10): 1151–1155.
- High SM, Cohen MB, Shu QY, Altosaar I, 2004. Achieving successful deployment of *Bt* rice. *Trends Plant Sci.*, 9(6): 286–292.
- Huang JK, Hu RF, Rozelle S, Pray C, 2005. Insect-resistant GM rice in farmers' fields: assessing productivity and health effects in China. *Science*, 308(5722): 688–690.
- Hutchison WD, Burkness EC, Mitchell PD, Moon RD, Leslie TW, Fleischer SJ, Abrahamson M, Hamilton KL, Steffey KL, Gray ME, Hellmich RL, Kaster LK, Hunt TE, Wright RJ, Pecinovsky K, Rabaey TL, Flood BR, Raun ES, 2010. Area-wide suppression of European corn borer with *Bt* maize reaps savings to non-*Bt* maize growers. *Science*, 330(6001): 222–225.
- Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 1995. Crop Insects and Pathogen Pests in China. Vol. 1. 2nd ed. China Agriculture Press, Beijing. 145–149. [中国农业科学院植物保护研究所, 1995. 中国农作物病虫害(上册)(第2版). 北京: 中国农业出版社. 145–149]
- Jackson R, Marcus M, Gould F, Bradley J, Duyn JV, 2007. Cross-resistance responses of *Cry1Ac*-selected *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) to the *Bacillus thuringiensis* protein Vip3A. *J. Econ. Entomol.*, 100(1): 180–186.
- James C, 2012. Global status of commercialized biotech/gm crops: 2012. ISAAA Brief No. 44. ISAAA, Ithaca, NY.
- Khush GS, 2005. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030. *Plant Mol. Biol.*, 59(1): 1–6.
- Lee MK, Miles P, Chen JS, 2006. Brush border membrane binding properties of *Bacillus thuringiensis* Vip3A toxin to *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea* midguts. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 339(4): 1043–1047.
- Lee MK, Walters FS, Hart H, Palekar N, Chen JS, 2003. The mode of action of the *Bacillus thuringiensis* vegetative insecticidal protein Vip3A differs from that of *Cry1Ab* δ -endotoxin. *Appl. Environ. Microbiol.*, 69(8): 4648–4657.
- Li DH, Fu Q, Wang F, Yao Q, Lai FX, Wu JC, Zhang ZT, 2004. Resistance of transgenic rice containing both *scf* and *cry1Ac* genes against *Chilo suppressalis* and *Cnaphalocrocis medinalis*. *Chinese Journal of Rice Science*, 18(1): 43–47. [李冬虎, 傅强, 王锋, 姚青, 赖凤香, 吴进才, 张志涛, 2004. 转 *scf/cry1Ac* 双基因抗虫水稻对二化螟和稻纵卷叶螟的抗虫效果. 中国水稻科学, 18(1): 43–47]
- Littell RC, Milliken GA, Stroup WW, Wolfinger RD, Schabenberger O, 2006. SAS for Mixed Models. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Liu Z, Li YH, Zhao J, Chen XP, Jian GL, Peng YF, Qi FJ, 2012. Differentially expressed genes distributed over chromosomes and implicated in certain biological processes for site insertion genetically modified rice Kemingdao. *Int. J. Biol. Sci.*, 8(7): 953–963.
- Lu BR, Yang C, 2009. Gene flow from genetically modified rice to its wild relatives: assessing potential ecological consequences. *Biotechnol. Adv.*, 27(6): 1083–1091.
- Lu YH, Wu KM, Jiang YY, Guo YY, Desneux N, 2012. Widespread adoption of *Bt* cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. *Nature*, 487(7407): 362–365.
- Lu YH, Wu KM, Jiang YY, Xia B, Li P, Feng HQ, Wyckhuys KAG, Guo YY, 2010. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of *Bt* cotton in China. *Science*, 328(5982): 1151–1154.
- MAPRC, 2009. The second list of approval agricultural genetically modified organisms' safety certificates in 2009. <http://www.stee.agri.gov.cn/biosafety/spxx/P020091127591594596689.pdf>.
- Naranjo SE, 2005. Long-term assessment of the effects of transgenic *Bt* cotton on the abundance of nontarget arthropod natural enemies. *Environ. Entomol.*, 34(5): 1193–1210.

- SAS Institute, 2001. SAS V9.1 Help. SAS Institute Inc Cary, North Carolina, USA.
- Shelton AM, Zhao JZ, Roush RT, 2002. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of *Bt* transgenic plants. *Ann. Rev. Entomol.*, 47: 845–881.
- Sheng CF, Wang HT, Gao LD, Xuan WJ, 2003. The occurrence status, damage cost estimate and control strategies of stem borers in China. *Plant Protection*, 29(1): 37–39. [盛承发, 王红托, 高留德, 宣维健, 2003. 我国水稻螟虫大发生现状、损失估计及防治对策. 植物保护, 29(1): 37–39]
- Shu QY, Ye GY, Cui HR, Cheng XY, Xiang YB, Wu DX, Gao MW, Xia YW, Hu C, Sardana R, Altosaar I, 2000. Transgenic rice plants with a synthetic *cry1Ab* gene from *Bacillus thuringiensis* were highly resistant to eight lepidopteran rice pest species. *Mol. Breeding*, 6(4): 433–439.
- Tan H, Ye GY, Shen JH, Peng YF, Hu C, 2006. Effects of transgenic *indica* rice expressing a gene of *cry1Ab* with insect resistance on the development and reproduction of nontarget pest, *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae). *Acta Phytophyl. Sin.*, 33(3): 251–256. [谭红, 叶恭银, 沈君辉, 彭于发, 胡萃, 2006. 转 *cry1Ab* 基因抗虫籼稻对非靶标害虫白背飞虱发育与繁殖的影响. 植物保护学报, 33(3): 252–256]
- Tu JM, Zhang GA, Datta K, Xu SG, He YQ, Zhang QF, Khush GS, Datta SK, 2000. Field performance of transgenic elite commercial hybrid rice expressing *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin. *Nat. Biotechnol.*, 18(10): 1101–1104.
- Wang YM, Zhang GA, Du JP, Wang MC, Liu BA, 2010. Influence of transgenic hybrid rice expressing a fused gene derived from *cry1Ab* and *cry1Ac* on primary insect pests and rice yield. *Crop Prot.*, 29(2): 128–133.
- Whitehouse MEA, Wilson LJ, Constable GA, 2007. Target and non-target effects on the invertebrate community of Vip cotton, a new insecticidal transgenic. *Aust. J. Agric. Res.*, 58(3): 273–285.
- Wu KM, Lu YH, Feng HQ, Jiang YY, Zhao JZ, 2008. Suppression of cotton bollworm in multiple crops in China in areas with *Bt* toxin-containing cotton. *Science*, 321(5896): 1676–1678.
- Xie DX, Fan YL, Ni PC, 1991. *Bacillus thuringiensis* insecticidal gene into cultivated rice varieties in China on the 11th to spend to obtain transgenic plants. *Science in China, Ser. B*, 24(8): 830–834. [谢道听, 范云六, 倪丕冲, 1991. 苏云金芽孢杆菌杀虫基因导入中国栽培水稻品种中花 11 号获得转基因植株. 中国科学(B 辑), 24(8): 830–834]
- Yang H, Li JX, Guo SD, Chen XJ, Fan YL, 1989. Transgenic rice plants produced by direct uptake of δ -endotoxin protein gene from *Bacillus thuringiensis* into rice protoplasts. *Sci. Agric. Sin.*, 22(6): 1–5. [杨虹, 李家新, 郭三堆, 陈学军, 范云六, 1989. 苏云金芽孢杆菌 δ -内毒素基因导入水稻原生质体后获得转基因植株. 中国农业科学, 22(6): 1–5]
- Ye GY, Hu C, Shu QY, 1998. The development of transgenic rice resistant to insect pests and its wise and sustainable use. In: Cheng JA, Zhou WJ eds. *Agricultural Development and Research in the 21st Century*. China Environmental Science Press, Beijing. 406–414. [叶恭银, 胡萃, 舒庆尧, 1998. 转基因抗虫水稻的转育及其合理持续利用. 见: 程家安, 周伟军主编. 跨世纪农业发展与研究. 北京: 中国环境科学出版社. 406–414]
- Ye GY, Shu QY, Yao HW, Cui HR, Cheng XY, Hu C, Xia YW, Gao MW, Altosaar I, 2001a. Field evaluation of resistance of transgenic rice containing a synthetic *cry1Ab* gene from *Bacillus thuringiensis* Berliner to two stem borers. *J. Econ. Entomol.*, 94(1): 271–276.
- Ye GY, Tu J, Hu C, Datta K, Datta S, 2001b. Transgenic IR72 with fused *Bt* gene *cry1Ab/cry1Ac* from *Bacillus thuringiensis* is resistant against four lepidopteran species under field conditions. *Plant Biotechnol.*, 18(2): 125–133.
- Ye GY, Yao HW, Shu QY, Cheng X, Hu C, Xia YW, Gao MW, Altosaar I, 2003. High levels of stable resistance in transgenic rice with a *cry1Ab* gene from *Bacillus thuringiensis* Berliner to rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) under field conditions. *Crop Prot.*, 22(1): 171–178.
- Zhou X, Cheng JA, Hu Y, Lou YG, 2005. Effects of transgenic *Bt* rice on the population development of *Nephotettix cincticeps*. *Chinese Journal of Rice Science*, 19(1): 74–78. [周霞, 程家安, 胡阳, 娄永根, 2005. 转 *Bt* 基因水稻克螟稻对黑尾叶蝉种群增长的影响. 中国水稻科学, 19(1): 74–78]

(责任编辑: 袁德成)